

УДК 576.895.123 : 595.34

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ UDONELLA MURMANICA (TURBELLARIA, UDONELLIDA) И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ УДОНЕЛЛИД

Е. Е. Корнакова

Описывается строение глотки, пищевода и гастродермиса *U. murmanica*. Глотка удонеллид массивного типа. Ее строение указывает на филогенетическую связь удонеллид с турбелляриями Neorhabdocoela Turbellarioida. По строению гастродермиса удонеллиды отличаются от всех изученных плоских червей. По-видимому, у них отсутствует внутриклеточное пищеварение, свойственное другим плоским червям. Отмечены элементы сходства с гастродермисом трематод. Анализ строения удонеллид, моногеней и темноцефалид показывает независимое происхождение этих групп.

Изучение морфологии удонеллид важно для установления филогенетических связей этой группы и выяснения ее положения в системе плоских червей. Иванов, ранее предлагавший выделять удонеллид в самостоятельный класс плоских червей (Иванов, 1952), ныне рассматривает их как отряд класса Turbellaria (Иванов, Мамкаев, 1973). За рубежом удонеллид традиционно помещают в класс Monogenea, несмотря на отсутствие у них ресничной личинки и хитиноидного вооружения прикрепительного диска.

Высказывалось также мнение о возможном родстве удонеллид с темноцефалидами (Matjasic, 1959; Nichols, 1975; Пуговкин и др., 1977). В связи с этим нами предпринято изучение морфологии удонеллид на примере *Udonella murmanica* Корнакова et Тимореева, 1981 с целью выяснения положения удонеллид в системе плоских червей. Настоящая работа посвящена изучению строения пищеварительной системы и обсуждению положения удонеллид в системе плоских червей, поскольку для решения этого вопроса именно строение пищеварительной системы имеет большое значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Udonella murmanica была собрана с рачка *Caligus curtus* Müller, 1785 (паразита трески *Gadus morhua* L.) у восточного побережья Баренцева моря. Отделенных от рачков червей фиксировали жидкостями Буэна, Карнуа и Ценкера в модификации Гелли. Парафиновые срезы толщиной 5 мкм окрашивали по Маллори, железным гематоксилином по Гейденгайну и азановым методом по Гейденгайну (далее именуемому азаном). Для электронной микроскопии червей фиксировали на холоде 2%-ным глутаральдегидом на фосфатном буфере (pH 7.2—7.4) с добавлением сахарозы, с постфиксацией 1%-ным раствором OsO₄ на том же буфере. После обезвоживания материал заливали в аралдит. Резку производили на ультратоме LKB-III. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и рассматривали на микроскопах «Tesla BS-500» и JEM 100-CX.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пищеварительная система удонеллид состоит из глотки, пищевода и кишки. Ротовое отверстие *U. murmanica* расположено субтерминально и имеет щелевидную форму. Оно продолжается в глоточный карман, который в отличие от

U. caligorum имеет довольно значительную длину. Он выстлан синцитиальным погруженным эпителием, клеточные тела которого соединены с эпителиальной пластинкой тонкими цитоплазматическими отростками и находятся на уровне передней части глотки. Эпителий глоточного кармана окрашивается так же, как покровный эпителий. Тела эпителиальных клеток имеют удлинённую форму, размером $5-7 \times 2-3$ мкм, ядра пузырьковидные, диаметром около 2 мкм, с крупными ядрышками. Цитоплазма клеток розовая при окраске по Маллори и азаном с мелкими голубыми гранулами секрета, при окраске железным гематоксилином она голубая, слабо гранулярная. Мускулатуры в стенке глоточного кармана обнаружено не было. К его средней части, а также к его проксимальному концу и к средней части глотки от области рта тянутся пучки глоточных протракторов. Эпителий проксимальной части глоточного кармана, прилегающей к стенке глотки, не отделяется клеточными границами ни от эпителия его дистальной части, ни от эпителия глоточного канала.

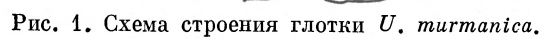
Глотка удонеллид относится к массивному типу (*pharynx bulbosus*) (рис. 1). У *U. turmanica* она имеет округлую форму, ее размеры $320-460 \times 300-470$ мкм. Дистальный конец ее окружен кольцевидной складкой (глоточной губой). В глоточном канале, слегка проксимальнее глоточной губы, расположены 18—22 глоточные папиллы. Внутри каждой из них проходит проток с секретом глоточных желез, открывающийся на ее вершине. Длина папилл 15—18 мкм, диаметр около 5 мкм. У *U. caligorum* они развиты слабее и часто имеют вид едва заметного бугорка.

Глотка отграничена от окружающих тканей пограничной пластинкой. Базальная пластинка эпителия глоточного кармана соединяется с этой пограничной пластинкой у основания глоточной губы. Таким образом, наружная стенка глотки оказывается практически не выраженной. Под пограничной пластинкой внутренней стенки глотки расположены продольные мышечные волокна, глубже лежит слой кольцевых мышц. Глоточный канал окружают только кольцевые мышечные волокна, имеющие более крупные рамеры, чем во внутренней стенке глотки. Радиальная мускулатура глотки развита довольно слабо и расположена равномерно по всему ее объему.

В проксимальной части глотки лежат железистые клетки. Их цитоплазма окрашивается по Маллори и азаном в ярко-розовый цвет, железным гематоксилином в темно-синий; ядра соответственно окрашиваются в голубой, светло-розовый цвет, либо прозрачные. Ядрышки оранжевые, ярко-красные или темно-синие. Всего в глотке насчитывается около 50 таких клеток. Их размеры 22—30 мкм, ядра 6—10, ядрышки 5—8 мкм. Протоки железистых клеток тянутся вдоль глоточного канала в дистальную часть глотки, где расширяются, образуя крупные железистые резервуары. На уровне папилл железистые резервуары отделяются друг от друга пучками радиальных мышечных волокон. Эти пучки делят пространство внутри глотки на сектора, каждый из которых соответствует одной папилле. Железистые протоки проходят внутри нее и открываются на ее вершине.

Кроме железистых, в глотке есть клетки еще двух типов. В задней трети глотки, часто вблизи от глоточного канала, расположены мелкие клетки, размером 5—10 мкм, окрашивающиеся в голубой цвет по Маллори, светло-розовый азаном и серый цвет железным гематоксилином. Ядра этих клеток, размером 3—5 мкм, прозрачные при окраске по Маллори и железным гематоксилином, розовые при окраске азаном, содержат крупные ацидофильные ядрышки, размером 2—4 мкм. Возможно, эти клетки представляют собой клеточные тела эпителия глоточного канала. Клетки другого типа расположены главным образом в средней части глотки и, вероятно, являются клетками глоточной паренхимы. Они имеют удлинённую форму, длиной около 30 мкм, с ядрами диаметром 6—15 мкм и мелкими ядрышками размером около 4 мкм. Клетки окрашиваются в светло-голубой цвет по Маллори и азаном — в светло-серый цвет железным гематоксилином.

В проксимальную часть глотки входят два пучка нервов, тянущихся вдоль глоточного канала и разделяющихся на много мелких волокон, подходящих к мускулатуре глоточного канала. Эти нервы соответствуют описанным Пуговкиным и другими (1977) продольным нервам глотки.



гг — глоточная губа, гк — глоточный карман, гка — глоточный канал, гп — глоточные папиллы, жг — железистые глотки, жр — железистые резервуары, к — кишка, к1 — клетки глоточной паренхимы, к2 — клетки, возможно, являющиеся погруженными клетками эпителия глоточного канала, км — кольцевые мышцы, мп — погруженная клетка пищевода, мп — мышцы-протракторы глотки, н — глоточные нервы, п — пищевод, пжж — протоки глоточных желез, пм — продольные мышцы, пп — пограничная пластинка, зг — эпителий глоточного канала, -к — эпителий глоточного кармана.

Эпителий глоточного канала продолжается за проксимальный конец глотки и формирует синцитиальный пищевод длиной около 30 мкм. Рядом с пищеводом обнаруживаются 1—2 погруженных цитона этого эпителия, соединенных с пищеводом тонким отростком. Общая длина таких погруженных клеток 14—28 мкм, размер ядросодержащей части 6—10 мкм, ядра около 4 мкм. Эти клетки окрашиваются так же, как эпителий пищевода, в голубой цвет при окраске по Маллори и азаном и в серый цвет — железным гематоксилином. Базальная пластинка глоточного канала продолжается в отчетливую базальную пластинку пищевода и соединяется с пограничной пластинкой гастродермиса. У *U. caligorum* пищевод развит заметно слабее.

Строение кишки *U. turmanica* сходно с таковым *U. caligorum*. Кишка удонеллид лишена дивертикулов, трубковидная в передней и задней частях. В сторону глотки дорсальнее кишки отходит небольшой капюшоноподобный вырост, частично охватывающий глотку. На уровне генитального комплекса органов, занимающего вентромедиальное положение, кишка отодвигается на дорсальную сторону тела. Здесь на поперечном срезе она имеет серповидную форму. На уровне проксимального конца матки перед оотипом у *U. turmanica* происходит разделение кишки на две ветви, кольцом охватывающие оотип, яичник и семенник. Позади семенника обе ветви сливаются вновь; далее мешковидный кишечник занимает медиальную область тела. Вдоль кишки проходят немногочисленные продольные мышечные волокна.

Строение гастродермиса удонеллид весьма своеобразно. На электронномикроскопическом уровне подтверждаются данные Иванова (1952) о синцитиальности их кишечного эпителия и погруженности его ядросодержащих частей. Очень мелкие ядра, диаметром около 1 мкм, расположены в стенке кишки только в области капюшоноподобного выроста. Эпителий кишки имеет вид тонкой цитоплазматической пластинки. Ее базальная часть дает многочисленные, хорошо развитые цитоплазматические выросты, на которые и приходится основной объем гастродермиса (рис. 2, 1, см. вкл.). Погруженные клетки соединяются с кишкой тонкими цитоплазматическими мостиками. Цитоны в кишечном эпителии немногочисленны, их размеры колеблются от 3 до 12 мкм, размеры ядер 2—7 мкм. Выросты гастродермиса и цитоны окружены фибриллярным межклеточным матриксом, сходным с веществом базальной пластинки эпителия (Корнакова, 1983б) и выполняющим роль пограничной пластинки гастродермиса. Плотность его заметно меньше, чем базальной пластинки покровного эпителия и пограничных пластинок других органов.

Цитоплазма эпителиальной пластинки гастродермиса подразделяется на две зоны: базальную и апикальную. В базальной зоне, на которую может приходиться до $\frac{2}{3}$ толщины эпителия кишки, плотная гранулярная цитоплазма содержит многочисленные свободные рибосомы, немногочисленные цистерны шероховатой эндоплазматической сети, мелкие немногочисленные митохондрии и изредка маленькие вакуоли. Такой же вид имеет цитоплазма погруженных клеток (рис. 3, 1, см. вкл.).

Апикальная зона характеризуется большим количеством содержащихся в ней пузырьков. Можно выделить два типа пузырьков: мелкие, электронно-прозрачные, размером 0.08—0.12 мкм, и более крупные, размером 0.23—0.4 мкм, заполненные слабофибрилярным содержимым (рис. 2, 2). Апикальная поверхность кишки покрыта длинными (1—1.4 мкм) пластинчатыми выростами, образующими многочисленные анастомозы друг с другом и с апикальной цитоплазмой, так что в этом слое цитоплазмы образуется сплошной губчатый слой, включающий в себя мелкие полости между анастомозами и апикальные пузырьки (рис. 2, 3). Гликокаликс на поверхности пластинчатых выростов развит слабо. Изредка нам удавалось наблюдать картины, напоминающие экзоцитоз апикальных пузырьков (рис. 3, 2), однако пиноцитоз нами не наблюдался. Создается впечатление, что внутриклеточного пищеварения у *U. turmanica* нет — ни пиноцитозных пузырьков, ни вторичных лизосом, ни остаточных телец в гастродермисе не обнаружено. Многочисленность пузырьков апикального слоя (возможно, лизосом?) не согласуется со слабым развитием синтетического аппарата в эпителиальной пластинке кишки и погруженных клетках. Однако нам несколько раз удавалось наблюдать погруженные клетки и связанные с ними

участки эпителия кишки, содержащие многочисленные расширенные участки шероховатой эндоплазматической сети (рис. 3, 3'), причем здесь митохондрии были обнаружены в апикальном слое цитоплазмы. Можно предположить, что такие периоды синтетической активности кратковременны и поэтому наблюдаются редко.

Имеющиеся данные позволяют предположить два возможных способа пищеварения у удонеллид. Поскольку типичного внутриклеточного пищеварения у них, по-видимому, нет, возможно, что пищеварение идет в апикальном губчатом слое гастродермиса, а затем этот участок апокриново выделяется в просвет кишки. Действительно, на небольших участках апикальной поверхности отсутствуют и пузырьковидные включения и пластинчатые выросты, а в просвете кишки часто видны скрученные пластинчатые структуры, не имеющие отчетливого мембранного строения, которые можно было бы рассматривать как разрушающиеся пластинчатые выросты. Если же материал, обнаруживаемый в просвете кишки, представляет собой видоизмененную воздействием глоточных желез пищевую массу, то пищеварение у удонеллид может быть и внутриполостным. В целом кишка удонеллид выглядит всасывающей структурой. Наличие активного транспорта подтверждается присутствием огромных митохондрий, заполняющих выросты кишки, направленные в паренхиму (рис. 2, 1а). Эта часть гастродермиса сильно напоминает базальную часть клеток экскреторных каналов, которая также осуществляет транспорт веществ против градиента концентрации (Clement, Fournier, 1981) и имеющих у удонеллид типичное строение. Несомненно, однако, что для понимания процесса пищеварения у удонеллид требуется специальное исследование. В нашу же задачу входило прежде всего изучение морфологии кишки удонеллид.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Пищеварительная система удонеллид демонстрирует целый ряд интересных особенностей строения. В кишечном эпителии удонеллид отсутствуют специализированные железистые клетки, а в стенке глоточного канала — продольные мышечные волокна. Те же черты характерны также для моногеней, трематод и некоторых паразитических турбеллярий. По-видимому, они связаны с паразитизмом (Иоффе, 1981а).

Вместе с тем по строению кишечного эпителия удонеллиды заметно отличаются от всех изученных плоских червей. Для турбеллярий *Neorhabdocoela* показано, что кишка имеет клеточное строение (Rieger, 1981). Старые данные о возможной физиологической синцитизации клеток гастродермиса турбеллярий (Jennings, 1968) нуждаются в проверке. У моногеней кишка также имеет клеточное строение. Данные Тинслея (Tinsley, 1974) о синцитиальности «connecting cells» у некоторых высших моногеней не подтверждаются другими авторами (Fournier, 1978; Halton, 1973; Halton, Stranock, 1974, и др.).

Апикальная поверхность кишки у турбеллярий (Bowen e. a., 1974; Tyler, Bieger, 1977) и моногеней покрыта микроворсинками, за исключением *Syndesmis franciscana*, у которого микроворсинки отсутствуют. Пищеварение у моногеней и турбеллярий происходит внутриклеточно.

Некоторое сходство в строении гастродермиса можно отметить лишь между удонеллидами и трематодами. Так, для ряда видов описан синцитиальный гастродермис (Fujuno, Oshii, 1979, и др.). Для гастродермиса трематод типична апикальная поверхность, покрытая, как у удонеллид, пластинчатыми выростами, а не микроворсинками. Однако и у трематод пищеварение происходит внутриклеточно. Видимо, строение гастродермиса и процесс пищеварения у удонеллид не сравнимы с таковыми у других плоских червей, и их дальнейшее изучение может представлять значительный интерес.

При обсуждении спорного вопроса о систематическом положении удонеллид следует остановиться на строении глотки. Расположение мышечных слоев в стенках глотки является стабильным признаком крупных таксонов *Turbellaria Neophora* (Karling, 1940, 1974; Иоффе, 1979, 1981б). По мнению Б. И. Иоффе, этот признак должен иметь большое значение для уточнения филогенетических связей паразитических плоских червей с турбелляриями.

Как было показано выше, во внутренней стенке глотки у удонеллид наружное положение занимает пограничная пластинка, под ней лежат продольные, далее кольцевые мышечные волокна. У темноцефалид расположение мышечных волокон во внутренней стенке глотки обратное (Иоффе, 1981б). Своеобразный кишечный эпителий удонеллид совершенно несходен с клеточным гастродермисом темноцефалид (Jennings, 1968). Разное строение имеет покровный эпителий (Williams, 1975, 1980; Корнакова, 1983). Различно устроена в этих группах нервная система (Пуговкин и др., 1977; Иоффе, Котикова, 1983). Строение других систем органов также не демонстрирует признаков схождения между ними. Таким образом, сближение удонеллид с темноцефалидами, предложенное рядом авторов (Matjasic, 1959; Nichols, 1975; Пуговкин и др., 1977), основывается лишь на поверхностном сходстве удонеллид с некоторыми темноцефалидами и должно быть признано неоправданным.

Сложнее обстоит дело с вопросом о родственных связях между удонеллидами, моногенеями и турбелляриями. Расположение мышечных волокон во внутренней стенке глотки, выявленное нами у удонеллид, среди турбеллярий характеризует только подотряд *Typhloplanoida* отряда *Neorhabdocoela* (Karling, 1940, и др.). Однако таким же строением глотки обладают моногенеи и трематоды (Иоффе, 1979; Корнакова, 1983а; собственные данные по *Paralecithodendrium nyctale*). Таким образом, данные о строении глотки не позволяют решить вопрос, являются ли удонеллиды вторично измененными моногенеями или же эти группы независимо возникли от близких турбеллярных предков.

Наиболее характерные черты удонеллид представляют собой примитивность организации половой системы и своеобразное строение выделительной системы. Оба эти признака у моногеней не встречаются. Прикрепительный аппарат удонеллид на всех стадиях развития лишен кутикулярного вооружения (Schell, 1972; Nichols, 1975), а иннервация его несходна с иннервацией прикрепительного диска моногеней (Тимофеева, 1983; Котикова, 1983, и др.). Нет у удонеллид и ресничной личинки. Проведенные нами исследования ультратонкого строения удонеллид (Корнакова, Мамкаев, 1980), а также полученные данные по строению пищеварительной системы и покровного эпителия (Корнакова, 1983б) также не позволили выявить специфических черт схождения с моногенеями, т. е. признаков, характерных только для этих двух групп.

Можно констатировать, что удонеллиды не обладают ни одним типичным признаком моногеней и, наоборот, характерные признаки удонеллид у моногеней не встречаются. Среди современных моногеней нет группы, которая характеризовалась бы комплексом «удонеллидных» признаков, достаточным для сближения этих групп.

Таким образом, в настоящее время более оправданной представляется точка зрения, что удонеллиды произошли от прямокишечных турбеллярий независимо от моногеней. Судя по строению глотки, предки удонеллид могли быть близки к турбелляриям подотряда *Typhloplanoida*. Учитывая своеобразие строения *Udonellida*, наиболее естественным следует признать рассмотрение этой группы в качестве отряда класса *Turbellaria*, как это было предложено Ивановым и Мамкаевым (1973).

Л и т е р а т у р а

- Иванов А. В. Строение *Udonella caligorum* Johnston, 1835 и положение *Udonellida* в системе плоских червей. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1952, т. 14, с. 112—163.
- Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (*Turbellaria*), их происхождение и эволюция. Л., Наука, 1973. 220 с.
- Иоффе Б. И. О применении гистоморфологических признаков в систематике и филогении (на примере *Temnoscephalida*). — В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М., Наука, 1979, с. 379—380.
- Иоффе Б. И. Строение темноцефалид и морфологические изменения при переходе к паразитизму у плоских червей. — Паразитология, 1981а, т. 15, вып. 3, с. 209—218.
- Иоффе Б. И. Строение и филогенетические связи темноцефалид (*Turbellaria*). — Зоол. журн., 1981б, т. 60, вып. 5, с. 661—672.
- Иоффе Б. И., Котикова Е. А. Нервная система *Scutariellidae* (*Turbellaria*, *Temnoscephalida*). — Паразитология, 1983, т. 17, вып. 2, с. 101—106.
- Корнакова Е. Е. Строение передних отделов пищеварительной системы некоторых представителей диплозоин (*Monogenea*, *Diplozoidae*). — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1983а, т. 31, с. 95—107.

- Корнакова Е. Е. Ультраструктура покровного эпителия *Udonella murmanica*. — В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1983, с. 52—56. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 121).
- Корнакова Е. Е., Мамкаев Ю. В. Ультраструктурные особенности организации эктокомменсала паразитических ракообразных — *Udonella murmanica* (Turbellaria, Udonellida). — В кн.: Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Вильнюс, 1980, с. 50—51.
- Ротикова Е. А. Особенности строения нервной системы диплозоонид (Monogenea, Diplozoonidae). — В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1983, с. 12—17. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 121).
- Пуговкин А. П., Миничев Ю. С., Тимофеева Т. А. Нервная система *Udonella caligorum* Johnston (Turbellaria, Udonellida). — Паразитология, 1977, т. 11, вып. 1, с. 3—8.
- Тимофеева Т. А. Нервная система *Nitzschia sturionis* (Abildgard) (Monogenea, Capsaliidae). — В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1983, с. 5—11. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 121).
- Bowen I. D., Ryder T. A., Thompson J. A. The fine structure of the planarian *Polycelis tenuis* (Ijima). II. The intestine and gastrodermal phagocytosis. — *Protoplasma*, 1974, vol. 79, p. 1—17.
- Clement P., Fournier A. Un appareil excréteur primitif: les protonephridies (Plathelminthes et Nematelminthes). — *Bull. soc. Zool France*, 1981, T. 106, N 1, p. 55—67.
- Fournier A. *Euzetrema knoeffleri*: evidence for a synchronous cycle of the gastrodermal activity and an «apocrine-like» release of the residues of digestion. — *Parasitology*, 1978, vol. 77, N 1, p. 19—26.
- Fujino T., Oshii Y. Comparative ultrastructural topography of the gut epithelia of some trematodes. — *Int. J. Parasitol.*, 1979, vol. 9, N 5, p. 435—448.
- Halton D. W. The alimentary tract of a monogenetic gill fluke *Diclidophora merlangi*. — *Parasitology*, 1973, vol. 67, N 2, p. 25.
- Halton D. W., Stranock S. D. Gut structure in a fish-skin fluke, *Calicotyle kroyeri*. — *Parasitology*, 1974, vol. 69, N 2, p. iv—v.
- Jennings J. B. Nutrition and digestion. — *Chem. Zool.*, 1968, vol. 2, p. 303—326.
- Karling T. G. Zur Morphologie und Systematic der Alloecoela Cumulata und Rhabdo-coela Lecitophora. — *Acta Zoologica Fennica*, 1940, N 26, S. 1—260.
- Karling T. G. On the anatomy and affinities of the turbellarian orders. — In: *Biology of the Turbellaria*, 1974, p. 1—22.
- Matjasic J. Morfologija, biologija in zoogeografija evropskih temnocefalov in njihov sistematski položaj. — *Razprave Slov. Acad. Znan. in Umetn.*, Cl. 4, 1959, N 5, p. 141—181.
- Nichols K. C. Observations on lesser-known flatworms *Udonella*. — *Int. J. Parasitol.*, 1975, vol. 5, N 5, p. 475—482.
- Rieger R. M. Morphology of the Turbellaria at the ultrastructural level. — *Hydrobiologia*, 1981, vol. 84, p. 213—229.
- Schell S. C. The early development of *Udonella caligorum* Johnston, 1835 (Trematoda: Monogenea). — *J. Parasitol.*, 1972, vol. 58, N 6, p. 1119—1121.
- Tinsley R. C. The gut ultrastructure of the Polystomatidae (Monogenea). — *Parasitology*, 1974, vol. 69, N 2, p. ii—iii.
- Tyler S., Rieger R. M. Ultrastructural evidence for the systematic position of the Nemertodermatida (Turbellaria). — *Acta Zoologica Fennica*, 1977, vol. 154, p. 193—207.
- Williams J. B. Studies on the epidermis of Temnocephalida. I. Ultrastructure of the epidermis of *Temnocephala novae-zealandiae*. — *Austr. J. Zool.*, 1975, vol. 23, p. 321—331.

ЗИН, Ленинград

Поступило 29 VI 1984

THE STRUCTURE OF THE DIGESTIVE SYSTEM IN UDONELLA MURMANICA (TURBELLARIA, UDONELLIDA) AND PHYLOGENETIC RELATIONS OF UDONELLIDS

E. E. Kornakova

SUMMARY

The structure of the farynx, oesophagus and gastrodermis of *U. murmanica* is described. The farynx of udonellids is of massive type. Its structure points to the phylogenetic relations of udonellids with the turbellarians of Neorhabdocoela Typhloplanoida. Udonellids differ from all Plathelminthes studied in the structure of gastrodermis. They lack, apparently, intracellular digestion characteristic of other Plathelminthes. The elements of resemblance with gastrodermis of trematodes have been noted. Analysis of the structure of udonellids, monogeneans and temnocephalids suggests an independent origin of these groups.

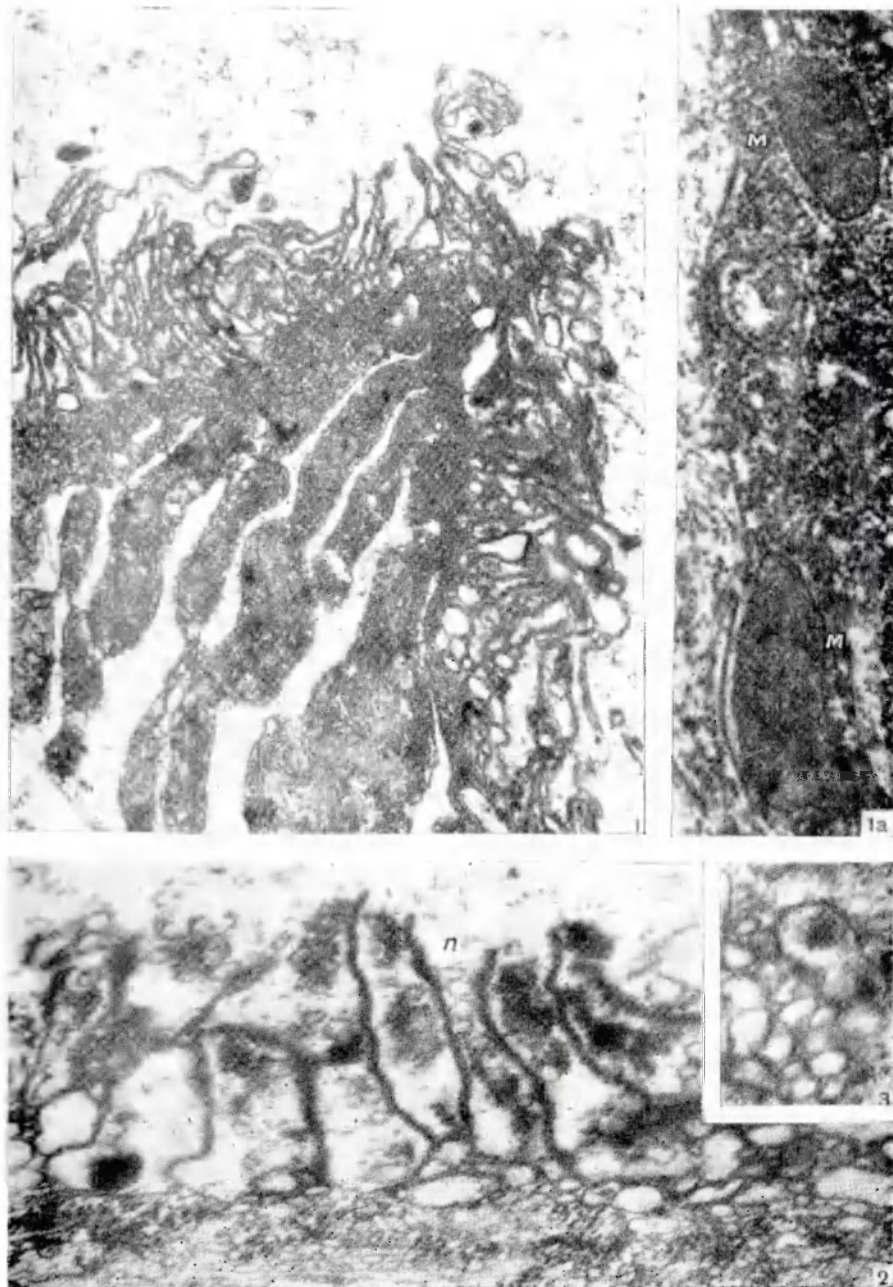


Рис. 2. Гастродермис *U. turmanica*.

1 — общий вид гастродермиса. Ув. 12 000; 1а — митохондрии в выросте гастродермиса. Ув. 35 000. м — митохондрии; 2 — апикальная поверхность гастродермиса. Ув. 26 000. п — пластинчатые выросты; 3 — два типа пузырьков в апикальном слое. Ув. 30 000.

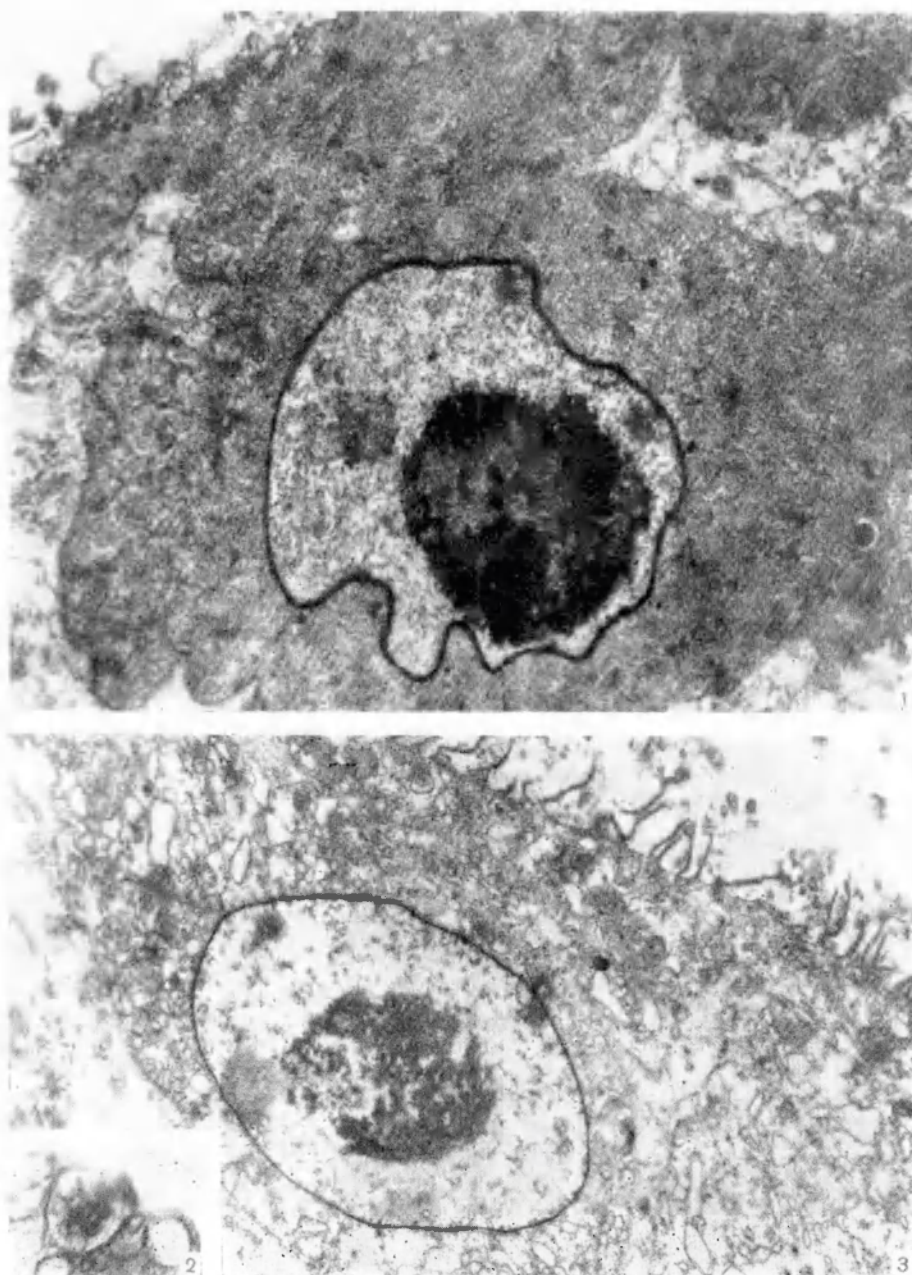


Рис. 3. Гастродермис *U. turmanica*.

1 — погруженная клетка гастродермиса. Ув. 12 000; 2 — экзоцитоз апикального пузырька. Ув. 50 000;
3 — погруженная клетка с многочисленными цистернами ЭПС. Ув. 10 000.